



TITLE:

空間の生態学：生物のパターン形成
への物理学的アプローチ(第44回 物
性若手夏の学校(1999年度),講義ノ
ート)

AUTHOR(S):

巖佐, 庸

CITATION:

巖佐, 庸. 空間の生態学：生物のパターン形成への物理学的アプローチ
(第44回 物性若手夏の学校(1999年度),講義ノート). 物性研究 1999, 73(2):
358-367

ISSUE DATE:

1999-11-20

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/96734>

RIGHT:

「空間の生態学：生物のパターン形成への物理学的アプローチ」

巖佐 庸

九州大学大学院理学研究科、生物科学専攻、数理生物学

説明文： 動物・植物の野外での動態，分布，共存，進化などは空間構造は無視して個体数の常微分方程式にもとづいて論じられてきた．しかし繁殖や競争などの相互作用が集団全体よりも遥かに小さいために，生物個体の分布はランダムではなく固まりをつくったり，また大域的なパターンをつくり出すことがある．これらは統計物理学の相転移現象の研究者によって調べられてきたと共通した面の多いモデルによって解析できる．ここでは森林における例を取り上げて，[1]亜高山帯林で樹木が多数の縞状に枯れて波状パターンを描く現象についてのセルオートマトンモデル、[2]パナマの熱帯季節林の林冠ギャップ動態についての、格子マルコフモデル、[3]ブナ林と熱帯林の一斉開花・結実現象についての結合マップ格子としての取り扱いを紹介する．

1. はじめに

生態学は動物・植物の野外でのダイナミックス，分布，共存，進化などについての生物学である．^{1,2)} 生態学の数理モデルでは，典型的には捕食者と被食者（餌となる生物）の個体数変動を表すロトカ・ボルテラ方程式のように，非線型の常微分方程式を用いるのが伝統であった．そのときには，生物の量は個体数や総重量で代表され，空間構造は通常ランダムであると見なされてきた．

しかしながら生物個体の分布はランダムではない．たとえば森林を構成する樹木は種子をまき散らすことで子供をつくるが，その散布範囲は限られている．集団の中が十分にかき回されることはなく，地図上に分布を描くと同種の生物が固まりをつくる傾向がある．^{3,4)}

このような特有の空間分布構造を捉えるモデルとして，2次元の格子の各点をいろいろな生物が占めると考えて，隣り合う格子点の間でだけ相互作用すると考える格子モデルや個体の位置を平面上に点で示して，相互作用を距離の関数とするモデルが盛んに研究されるようになっていく．その結果，個体の空間配置がつくり出すパターンが注目されるようになり，またそのようなパターンを無視したモデルでは，生物の共存や進化などについても間違った結論を導く場合が知られるようになった．^{4*)}

ここでは格子モデルの例として，亜高山帯で樹木が多数の縞状に枯れて波状のパターンを描く現象とパナマの熱帯季節林の林冠ギャップ動態を、また結合カオス系の解析としてブナ林や熱帯林での一斉開花・結実現象を紹介する．

2. 亜高山森林の縞枯れ現象

日本の亜高山帯には，シラビソやオオシラビソが優占する林がある．そこでは，林冠木が立ち枯れる部分が多い帯のように広がり120～150m間隔で平行に

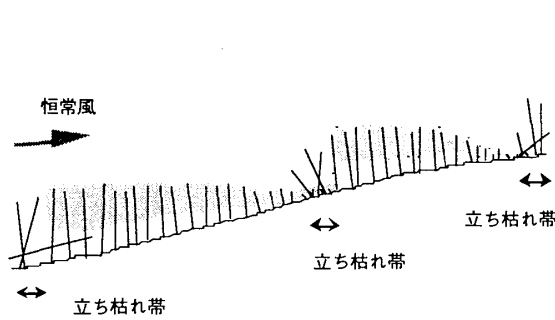


図1 縞枯れのスキーム

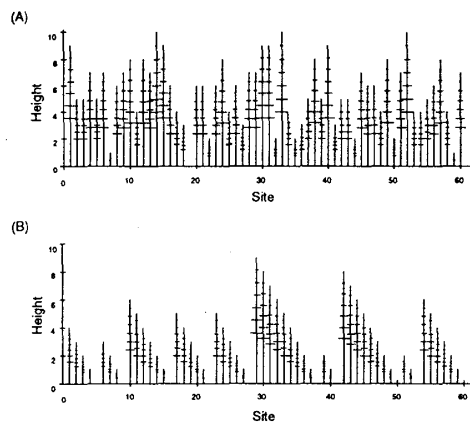


図2 1次元モデル. 風は左から吹く.

並ぶ「縞枯れ」が見られる。隣り合う立ち枯れ帯の間では、大きい樹木から小さいものへと樹高が規則的に並ぶ(図1)。このような縞枯れを作り出す原因は、一定の方向から吹く恒常風だといわれている。立ち枯れ帯のすぐ風下側には高い樹木が並んでいて、恒常風に直接さらされて蒸散が過剰になり、やがて立ち枯れる。それ以外の樹木は風に直接さらされないで、ほぼ一定の速さで樹高を増す。その結果、全体としてパターンを保ったままで、ゆっくり風下に動くことになる。昔の記録と比べると1年当たり1mから1.5mで動くことがわかっている。北アメリカでもみられ、モミの波とよばれている。

規則正しい波状の縞枯れパターンがいったん出来上がれば、その形を保って移動することはよく理解できる。しかし最初にそのような縞枯れパターンがどのようにしてできあがるのかは難問と考えられてきた。そこで不規則なパターンからスタートしても、簡単な枯死と成長のルールに従って変化していくと縞枯れ状の進行波が自然にできあがるのかどうか、つまり進行波の安定性の問題を考えることにした。このときモデルは現実的で詳細なものではなく考えられる限りもっとも単純なものとする。^{5,6)}

まず、1次元に多数のサイトが並んだ格子を考える。このときの1つのサイトは大体5mから10mの帯にあたり、そこにはほぼ同じ年齢と高さをもつ樹木の cohorts が生育しているとする。恒常風が片方から(たとえば左側から)吹くとして、その影響で、あるサイトの樹高が風上側のサイトに比べてずっと高いと次のステップで枯死し、そうでないと一定のスピードで成長する、としてみよう。すると、図2Bに示されているように、3角形が並んだ鋸歯状の形に収束することが証明できる。⁶⁾これで次のステップでは各3角形の最も樹高の高いサイトが枯れて他のサイトは成長することになり、同じ形が維持されて風下側に平行移動することになる。これは縞枯れの形成をうまく説明しているように思える。

しかし問題がある。このような1次元のモデルでは縞(立ち枯れ帯)と次の縞との

間隔には広い場所と狭い場所でかなりのバラツキができる（図2）．ところが現実の縞枯れでは120m～150mと非常に均一に揃っている．そこで、2次元のモデルを考えたところ、1次元よりもずっと規則的なパターンをつくり出すことが分かっている．たとえば、森林を格子状に約10m四方の格子に仕切ってそれぞれでは樹高がそろっているとすると、この2次元正方格子空間の1つ1つの格子サイトについて、その樹高が風上側の隣り合うサイトの平均樹高よりもはっきりと高い場合には恒常風の悪影響によってしばらくたつと立ち枯れるが、そうでなければ枯死せずに一定速度で成長するとしよう．この場合、はじめのパターンでそれぞれのサイトでの樹高をランダムに選んだ初期状態から出発しても、美しい縞状のパターンがすぐに出来上がり、ほぼ同じ形を保ちながらゆっくり風下に移動するようになる（図3）．できた縞は風向きに垂直で、縞の間隔はほぼ一定だが、所々で縞どうしが融合したり、なかなか縞枯れらしい姿ができる．このことは簡単な相互作用で縞枯れが自動的に生じることを示している．⁷⁾

基本モデルでは風上側の隣りのサイトとの樹高差だけが効いてくるとしていた．これは風避けの効果がサイト1つ分（約5m）にしか及ばないとしていることになる．風避け効果がもっと長い距離におよぶ場合を考えるために、風上側のいくつかのサイトの平均樹高と比べる死亡ルールを調べることにした．結果はやはりきれいな縞ができるが、そのときに縞の進み方はずっと速くなる．逆に言えば、最終的にできた進行波の速さを知れば、風避け効果のおよぶ距離を推測できることになる．

このモデルが縞枯れの基本を説明できるとすれば、現実の森林での縞の間隔や移動スピード、樹木の生長速度、それに最高樹高などのデータから、樹木が新たに風にさらされてから立ち枯れるまで約9年かかること、風避け効果は平均14mにわたること、風上との樹高差が3.4m以上あると枯れることなどの予測ができる．⁵⁾

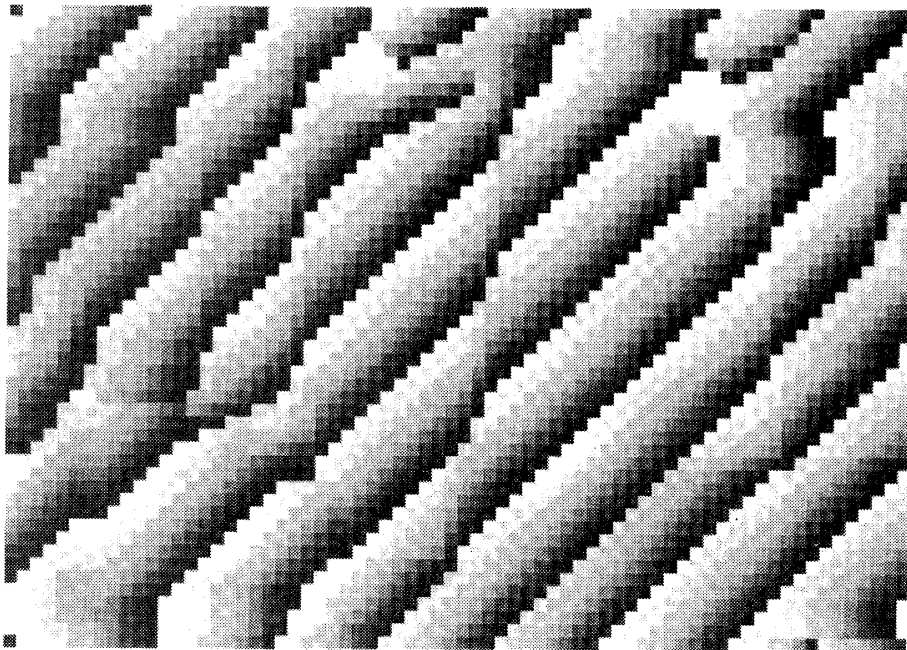


図3 2次元の縞枯れモデル．上から見た図．

以上のモデルは決定論的だが、落雷、小規模の地滑り、虫害などによって1つのサイトがランダムに除去されるかもしれない。また枯死確率が風上側サイトとの樹高差の滑らかな増加関数とするという確率的枯死ルールも考えられる。このようなノイズを加えた場合の方が、より安定した規則的な縞ができる。⁸⁾ これはパターンの規則性がノイズによって安定化されるという物理学でよく見られる現象の一例といえる。ノイズの効果と2次元の効果が組合わさって、現実の亜高山帯の森林で見られる規則的な縞を作ると結論できよう。

3. 熱帯季節林のギャップ動態

森林生態学の中でここ20年ほどの間に大きくなった分野に、森林の更新過程の研究、ことにギャップ動態とよばれる分野がある。樹木が林冠木としていったん確立すると100年から200年にわたって安定にその場所を占め続ける。だからその森林にどの種類の樹木が生育するかということは、前に占めていた大きな林冠木が倒れて、そのすきま（ギャップ）を誰が埋めるかで決まるといってよい。できたギャップの大きさによって照度や乾燥などさまざまな物理的要因が違ふ。今まで小さな樹木として森の林床で待っていたブナなどが成長して埋めるのか、遠くから飛んできた種子からスタートした樹木が埋めるのかにも影響する。だから広い森林の中にどの程度の大きさのギャップがいくつあるのか、ギャップはどのような頻度で作られどのように埋まるのかといったことに注目した「ギャップ動態」の研究が森林生態学の中心課題となってきた。

パナマのバロコロラド島における50haプロットと呼ばれる永久調査地では、5メートルおきのメッシュに切って樹木の大きさ・種類などが調査されている。図4は、1983年と1984年の2回の調査でギャップサイト（最大樹高が20m以下）、林冠サイト（最大樹高が20m以上）であった場所、その間に倒木などで林冠サイトからギャップサイトに変った場所が示されている。変化した林冠サイトの変化の割合をまわりにある低いギャップサイトの数に対して表示すると、ギャップサイトへの遷移確率は線形的に増大することがわかる。これは、連続する林冠の中では木が倒れる率は低いけれどもギャップに隣り合わせると倒れる危険が高いこと、言いかえるとギャップは、すでにできた場所から周りへと侵食して広がる傾向があることを意味している。もちろん森林すべてがギャップになるわけではなくランダムな回復も生じて平衡状態では両者がバランスをとっている。⁹⁾

考えてみれば、熱帯季節林でいったんできたギャップが次第に拡大する傾向は先の節で紹介した亜高山帯林の縞枯れで生じる現象と相通じるものがあるといえよう。そのため植生の低い場所（ギャップサイト）は互いに固まりになりやすいし、ギャップサイズ分布は、ランダムな場合と比べて大きなギャップをより多く含むものになる。

ギャップ形成および修復は、格子の各サイト状態が近傍の影響を受けるマルコフ遷移モデルと考えて解析してみる。平衡状態の森林でのギャップの割合や、ギャップサイズ分布が計算できるだろうか？これは厳密には不可能なので、デカップリング近似を導入することで考えた⁷⁾。まず、サイトを林冠サイトを+、ギャップサイトを0と表

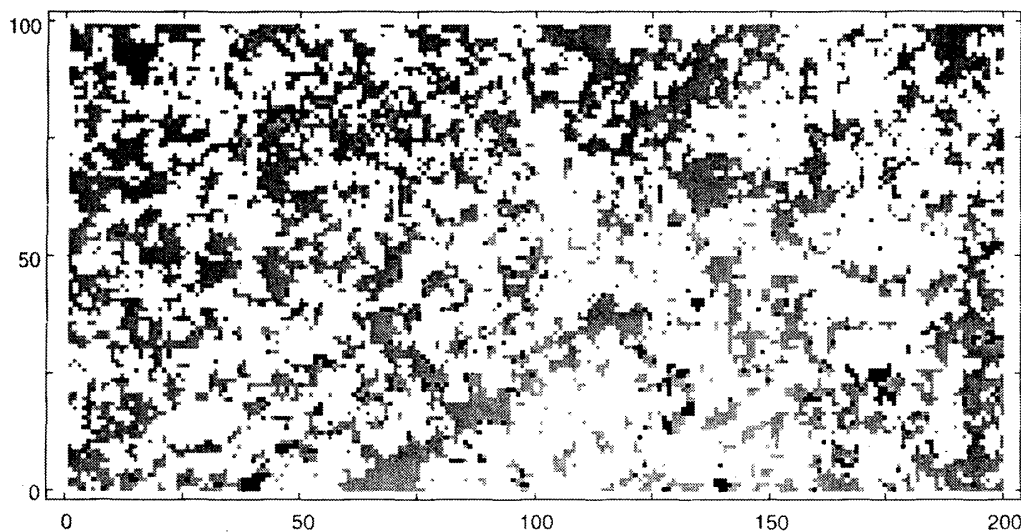


図4 BCIデータ。1マスは5m四方のサイト。白は植生高20m以上、灰色は20m以下のサイト、黒は20m以上から20m以下に変化したサイト。⁹⁾

わす。+から0への遷移は周りにあるギャップサイト数の1次関数である。ギャップ修復についてはギャップサイトあたり一定の率で林冠サイトになるとしよう。

このときシミュレーションでできる空間構造はギャップが集中したパターンとなっている。さて、「あるサイトがギャップである確率（全体密度）」 ρ_0 を考える。ところが、「ランダムにとったギャップの隣をみたときにそれがギャップである確率（局所密度）」 $q_{0/0}$ は全体密度よりもはるかに高くなる。

これらの違いを無視して動態を取り扱うのが平均場近似である。生態学では相互作用が隣り合う個体で生じることが多いが、取り扱いを簡単にするために、空間構造はあたかもランダムであるかのようにしてモデルをつくることが伝統的であった。すると、ギャップの割合の変化は、

$$\frac{d\rho_0}{dt} = -b\rho_0 + (d + \delta\rho_0)(1 - \rho_0)$$

となる。 b はギャップが林冠サイトへに回復する率、 d と δ とはギャップ形成率を表わすパラメータである。ここで、ギャップの形成を表わす第2項では、ギャップでないサイトの周りにあるサイトがギャップである確率を速度の係数にもってくる必要があるのだが、それを単純に格子全体におけるギャップの頻度で置き換えてしまっている。この平均場近似による予測は、ギャップの平衡量を過大に推定してしまう。

正しく計算するならば、上の式の第2項の係数は全体密度 ρ_0 ではなくて局所密度、 $q_{0/0}$ で表現せねばならない。すると、今度は局所密度がどのように決まるのかを考える必要が出てくる。そこで局所密度 $q_{0/0}$ も独立した変量と考えて微分方程式を導き、両者を連立することが考えられる。

$$\begin{aligned}\frac{d\rho_0}{dt} &= -bq_{0/0}\rho_0 + (d + \delta q_{0/0})(1 - \rho_0) \\ \frac{dq_{0/0}}{dt} &= -q_{0/0} \left[\frac{d}{\rho_0} - \{b + d - \delta(1 - q_{0/0})\} \right] \\ &\quad - 2bq_{0/0} + 2(1 - q_{0/0}) \left[d + \delta \left\{ \frac{1}{z} + \frac{z-1}{z} (1 - q_{0/0}) \frac{\rho_0}{1 - \rho_0} \right\} \right]\end{aligned}$$

z は各サイトの隣接サイト数である。この後者の式を導くにあたっては近似が入っている。というのも、きちんと計算すると近傍でつながる3つのサイトに関連した量が含まれてくるからである。この3サイト間の相関を2つのサイトの相関の組み合わせで近似することで、全体密度と局所密度だけで閉じた力学をつくるのだ。これはデカップリング近似をペアまでで止めたやり方で、ペア近似と呼ばれる。^{9,10)} この式から全体でのギャップの割合 ρ_0 やギャップの隣りがギャップである割合 $q_{0/0}$ など定量的にもかなりうまく予測することができる。

森林の1つの重要な側面は、ギャップの大きさの分布であろう。ギャップサイトがいくつかつながっているものの全体を1つの大きなギャップと見なすことにすれば、そのようなクラスターのサイズ分布をみるのがすなわちギャップの広さの分布を見ることであろう。これもサイトパーコレーションのモデルで、クラスターサイズの分布を計算する方法を基礎にして求められる。ただし通常のパーコレーションモデルでは各サイトが独立と仮定するが、ここでは独立ではなくかなり強い相関があることを考慮する。

同じデータをイジングスピン系として解析する試みも行なわれている。¹¹⁾

4. ブナの一斉開花・結実現象と結合マップ系

森林の樹木は成熟齢に達しても、毎年花を咲かせてドングリなどを実らせることはない。典型的な例は日本の冷温帯林に広がるブナである。豊作年には本当に多くのドングリが作られるが、そのあとしばらく凶作が続き、数年後に再び豊作年がやってくる。豊作年は5年おきというふうに決まっているわけではなく、あるときには3年の間隔、あるときは6年の間隔というふうに不規則な面がある。また県の半分程度の広がり同期して豊作を迎えるが、東北地方全体が同期しているわけではない。

樹木の豊凶については、生態学的研究がさかんになされてきた。そのほとんどは、他の木と同期して繁殖することによってどのような適応的意味があるのか、つまりなぜ有利なのか、という問いであった。もっともよく支持されているのがネズミなどの種子捕食者の影響である。同時に実をつくることで捕食者に食べ切れなくなり、それで生き残ることができるというものだ。しかし、どのようにして異なる樹木個体が揃って繁殖することができるのかという機構の問題はあまり考えられていない。

Isagi *et al.*は、個々の樹木が光合成によって蓄積し繁殖によって使い果すエネルギー

一の貯蔵量を追跡する資源収支モデルを提出した。¹²⁾ 樹木は繁殖のための閾値があるとする。また資源が蓄積してその値を超えた場合にその分だけ花を咲かせると考える。つぎに実をつけることになるが、そのコストが大きいと貯蔵量が大きく減り、回復するには数年かかることになる。また、実をつけるときには、他の樹木がつけた花から花粉を受け取ることが必要である。この花粉制約が強いと、異なる樹木は同期して繁殖する傾向がでる。

これは結合マップ系と呼ばれるモデルである。¹³⁾ それぞれの樹木のエネルギー貯蔵量の変化を示す式を考える。変数変換を行なうことでモデルを無次元化する。 $Y_i(t)$ が無次元化した*i*番目の樹木の貯蔵量で、その変化の式は、

$$Y_i(t+1) = \begin{cases} Y_i(t)+1 & \text{if } Y_i(t) \leq 0 \\ -kP_i(t)Y_i(t)+1 & \text{if } Y_i(t) > 0 \end{cases}$$

と書くことができる。 $Y_i(t)$ が正のときに樹木は花をつけ負のときはつけない。ここで $P_i(t)$ は繁殖の花粉制約の強さを表す量であり、

$$P_i(t) = \left(\frac{1}{N-1} \sum_{j \neq i} [Y_j(t)]_+ \right)^\beta$$

十分な量の花粉を受け取れる場合には、 $P_i(t)=1$ であり、他の樹木がつける花の量によってそれよりも小さくなる。

モデルは k と β の2つのパラメータしか含まない。 k は繁殖による資源減少の強さを表わす。いま森林の中で花粉は十分になるために、その不足で果実生産が制約されることがないとしてみよう。すると、個々の樹木は独立に振舞い、その軌道は、 $k < 1$ のときには樹木は一定値に収束し樹木は毎年同だけの繁殖を繰り返すことになる。これに対して $k > 1$ のときには、カオスになる。リアプノフ指数は、とても近い初期値から出発した2つの軌道が離れて行く程度を表わすものだが、 $k > 1$ のときにはリアプノフ指数が正になるのだ。

一般には他の樹木の花粉が十分でないことによって生産できる果実量が減少するが、その制約の強さの重要性はもう一つのパラメータ β が決める。

2つのパラメータにより相図を描くことができ、5つの相に分けられる (図5) ¹³⁾。

[1] 毎年繁殖相。 $k < 1$ であるために個々の樹木が毎年繁殖を行なう。

$k > 1$ では、カオスの強さ k と同調させるカップリングの強さ β とのバランスによって、振舞いがわかる。結合係数 β がカオスの強さ k に比べて小さいときには樹木がバラバラにあり、逆に β が k に比べて大きいときには、同期して繁殖する。この様子はさらに4つの相に分けることができる。

[2] 非同期相。 β が k に比べて小さいときには、どの2個体も同じ値をとることがない)。つまり同期はしない。典型的な状況では、毎年森林にいくといくらかの樹木が花をつけて結実させる、翌年は、前に花が咲いた樹木は休み、別の木が花を咲かせ

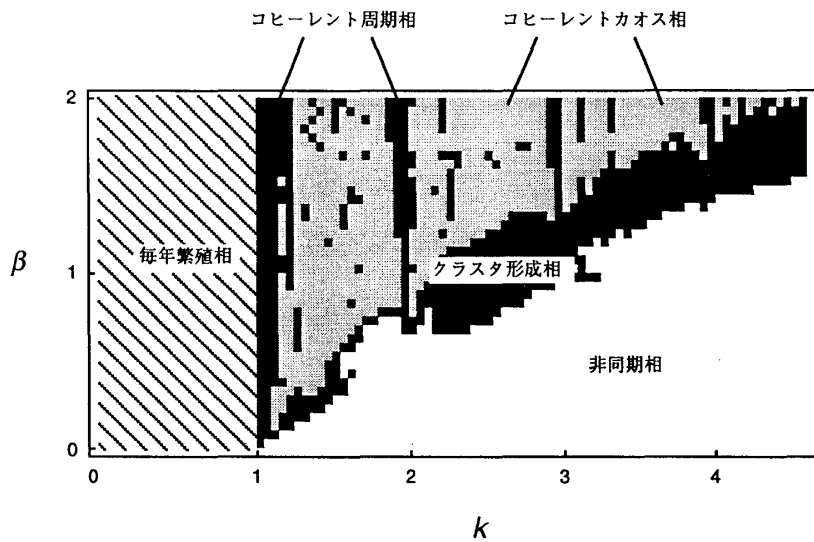


図5 森林の5つの相¹⁵⁾

るが、森林全体では、ほぼ同じだけの花粉が得られ実が生産される。

[3・4] コヒーレント相。βがkに比べて大きいときには、森林全体が完全に同期する。 $Y_i(t)$ がすべての個体についてそろっているのだ。このときには、揃った全体の繁殖がカオスの場合と周期的な場合とがある。だからコヒーレント相はさらに、[3] コヒーレントカオス相と[4] コヒーレント周期相、に分けられる。

[5] クラスター形成相。森林全体にたとえば100個体いるとすると、そのうち50個体が第1クラスター、20本が第2クラスター、10本が第3クラスターといったふうにいくつかのグループにわかれる。そして同じクラスターに属する樹木は完全に同期しているが、異なるクラスターの樹木はまったく違った振舞いをする。

コヒーレント相についてももう少し詳しくみてみよう。

相図をみると、kが整数の値に近いときに、コヒーレント周期相になっており、整数から離れるとコヒーレントカオス相になっている。実はkがきちりと整数の場合にはk+1という周期をもつ周期解があり、必ず安定である。kが整数に近い場合には、パラメータの窓があり、そこには周期が3、6、12などさまざまな周期解が互いに分岐をして交代で安定になることがわかる。

樹木は、一定の花粉量の森におかれた場合にはカオスの時系列を示すが複数の木が花粉のやり取りを通じて結合することによって安定な周期的繁殖を示すのは興味深い。

コヒーレント相、つまりすべての樹木が同期して繁殖をしている状況においては、リアプノフスペクトルを解析的に計算することができる。最大リアプノフ指数 λ_1 は森林全体の繁殖量の時系列に関係するもので、その他のすべてのリアプノフ指数は等し

くて λ_2 という値をとる。これは森林の樹木の互いの違いに関係する。完全に同期する解が安定であるためには、 λ_2 はマイナスであることが必要だ。それはつぎのように書き換えることができる。

$$\prod_{\substack{t \text{ s.t.} \\ Y(t) > 0}} k \left(1 - \frac{\beta}{N-1} \right) P(t) < 1$$

この掛け算は、軌跡にそって樹木が繁殖をする年 $Y_i(t) > 0$ のときだけについて計算する。 k は1より大きくブナでは4から5.6の間と推定されている。上の式が成立するには、花粉受取効率 P の値が、少なくとも時おりは1よりかはっきり小さいことが必要である。これはブナの豊凶といっても完全なものではないことを意味している。つまりすべての樹木が多量に花をつける年と、まったく花をつけない年とからなっているすれば、そのような時系列は不安定といえる。むしろ時おりは、少しは花をつけるがその量が不足しており、そのために多くの実が作られない年が混ざることが必要である。これは実際の森林でのデータともよく合っている。

非同期相においては、森林の樹木がもつ Y の値の分布を考えることができる。ある年でのその分布密度を $\rho_i(y)$ としてその次の年にはそれがどのように変化するかを追跡する。このような分布の変動を作用素で表現することができ、それを繰返し作用させていくと、ある定常解（不変測度）に収束することがある。しかしこの定常解が不安定で、分布は準周期的に変動をすることもある。その場合には森林のどの2つの樹木も同じ値は採っていないけれども、森林全体としては年ごとにある周期をもって変動し「集団運動」を示す。

以上では樹木の花粉受取量は森林の中のすべての樹木の花の生産量の平均と仮定してきた。花粉の到達範囲が樹木の近傍に限られるとする場合には、格子状の並んでいてたとえば近傍の8つのサイトでの平均花粉量だけが影響するといったモデルになる。このようなモデルは結合マップ格子と呼ばれる。

局所結合の場合には対応するパラメータをもつ大域結合系と違って完全な同期（コヒーレント相）を示すことが困難である。局所結合系の場合には β を大きくしても森林全体が同期しない。 k が小さい場合には集団運動の様相を示すことはあるが、それでも長期の間隔を示すような森林全体の同期はできない。しかしながら空間的に限られた範囲の樹木が揃って繁殖する傾向がある。

熱帯林の樹木もまた一斉に開花し結実することが知られている。ブナ林と異なるところは、非常に多数の種類の樹木が含まれ異なる種が同じ年に繁殖をすることである。異なる種類の樹木の間では花粉のやりとりはないのだから、先のモデルはそのままでは使えない。しかしこれらの樹木が共通のポリネータ（花粉媒介動物）を使っているとすると、種間でそろってくる可能性がある。ある種が一斉に開花した年にはそれが作り出す蜜や花粉がポリネータの餌となり生存率が改善されたり他の地域から呼び寄せられたりするだろう。

5. おわりに

以上、格子モデルを使って生態学のさまざまな文脈で、空間構造を無視した場合には得られない結論が得られることをいくつかの例で示してきた。格子モデルは生物の発生でのパターン形成などについてもよく用いられている。局所的相互作用と大域的パターンの発生というのは統計物理学で古くから研究対象となってきた。統計物理学で用いられてきた概念や解析手法が大変有効であると思われ、物理学の研究者がこの分野に参入して活躍されることを期待したい。14)

引用文献

- 1) 巖佐 庸 (編) : 『数理生態学』(共立出版, ニューバイオフィジックス10, 1997) p. 196.
- 2) 巖佐 庸 : 『数理生物学入門: 生物社会のダイナミクスを探る』(共立出版, 1998) p. 350.
- 3) Y. Harada and Y. Iwasa: Res. Pop. Ecol. 36 (1994) 237.
- 4) Y. Harada *et al.*: Theor. Popul. Biol. 48 (1995) 65.
- 5) 巖佐 庸: 日本物理学会誌 53 (1998) 319.
- 6) Y. Iwasa *et al.*: J.theor. Biol. 152 (1991) 143.
- 7) K. Sato and Y. Iwasa: Ecology 74 (1993) 1538.
- 8) A. Satake *et al.*: J. theor. Biol. 195 (1998) 465.
- 9) T. Kubo *et al.*: J. theor. Biol. 180 (1996) 229.
- 10) H. Matsuda *et al.*: Prog. Theor. Phys. 88 (1992) 1035.
- 11) M. Katori *et al.* Fractals 6 (1998) 81.
- 12) Isagi, K. *et al.* J. theor. Biol. 187 (1997) 231-239.
- 13) A. Satake. and Y. Iwasa, Pollen-Coupling of forest trees, forming synchronized and periodic reproduction out of chaos. (in review)
- 14) 香取真理: 『複雑系を解く確率モデル』(講談社ブルーバックス, 1997) p.217